

Critères physiologiques pour l'amélioration de l'adaptation à la sécheresse de l'arachide

D. J. ANNEROSE (1)

Résumé. — Dans les régions semi-arides, du fait des fortes variations inter-annuelles des conditions climatiques et de la participation d'une multitude de facteurs dans l'expression finale du rendement, il semble nécessaire de conduire la sélection pour l'adaptation à la sécheresse de l'arachide en se basant sur des indices physiologiques. Un certain nombre de travaux réalisés à l'ISRA (Sénégal) ont permis de mettre en évidence trois approches possibles qui sont le choix du cycle selon l'analyse fréquentielle des pluies et les simulations de bilan hydrique, le maintien d'un potentiel hydrique élevé dans les tissus lors d'une sécheresse, pouvant avoir pour origine la vitesse de développement du système racinaire ou divers mécanismes de régulation des pertes d'eau, et la tolérance à la dessiccation. Il est également apparu que la période critique de sensibilité de l'arachide à la sécheresse est celle du remplissage des gousses. Il reste cependant à préciser l'expression des caractères physiologiques dans le rendement et déterminer leur compatibilité avec les programmes de sélection.

INTRODUCTION

Tenter d'améliorer et de stabiliser les performances agromonomiques des plantes vivrières en condition de sécheresse constitue depuis une vingtaine d'années l'axe prioritaire des travaux de recherche en zone semi-aride. Classiquement les moyens utilisés consistent à exploiter au champ les importantes variations inter-variétales existant au niveau du potentiel de production et du degré d'adaptation à la sécheresse.

Employées dans certains cas avec succès [20] ces méthodes de sélection ne peuvent être exclusivement utilisées dans les régions semi-arides pour lesquelles les variations annuelles substantielles du milieu rendent difficile l'appréciation précise des performances d'un matériel donné. Les niveaux de production atteints dans ces conditions traduisent l'intégration complexe des effets de la sécheresse sur les caractères phénologiques, morphologiques, anatomiques, physiologiques ou biochimiques de la plante [17]. L'introduction d'indices de sélection basés sur des caractéristiques physiologiques apparaît donc indispensable pour effectuer un choix rationnel du matériel parental et des descendances obtenues. Bien que cette approche soit plus longue et plus complexe à mettre en œuvre elle offre une plus grande probabilité de réussite. A condition toutefois de préciser le niveau optimal d'expression des caractères adaptatifs compatible avec la meilleure performance agromonomique.

C'est sur ces bases que le récent programme d'amélioration de l'adaptation à la sécheresse de l'arachide, mené à l'ISRA (Sénégal), a été développé. Dans la discussion qui suit, l'intérêt chez l'arachide de différents caractères adaptatifs sera examiné après les avoir replacés dans le contexte général des mécanismes connus d'adaptation à la sécheresse. Pour plus de détails le lecteur se référera à la bibliographie citée.

I. — LA SÉCHERESSE AU SÉNÉGAL

La caractérisation de la situation climatique de la région considérée est un préalable indispensable à la mise en place d'un programme d'amélioration de l'adaptation à la sécheresse. Elle permet d'effectuer une définition réaliste des objectifs à atteindre et facilite la formulation d'hypothèses raisonnables sur l'intérêt dans ces conditions des différents mécanismes connus d'adaptation. Au Sénégal depuis une quinzaine d'années on observe un phénomène global de diminution du volume des pluies ainsi que de leur durée utile. Une analyse schématique de la nouvelle situation qui en résulte nous a permis de distinguer deux grandes zones climatiques dans la moitié nord du bassin arachidier affecté par la sécheresse [23] :

- une zone - Nord caractérisée par une durée potentielle des pluies réduite mais avec des risques relativement peu importants de sécheresse. L'objectif pour cette zone est la création d'une variété à cycle plus court que celui des variétés actuellement vulgarisées (90 jours). La longueur du cycle à obtenir a été fixée à 75 jours ce qui correspond à la précocité maximale disponible en collection (Chico type Spanish) ;

- une zone - Centre-Nord caractérisée par une saison des pluies plus longue mais où les risques de sécheresse en cours de cycles sont importants. Dans ce deuxième cas le but est d'associer aux caractères de production des caractéristiques physiologiques permettant d'améliorer la capacité d'adaptation à la sécheresse.

II. — MÉCANISMES D'ADAPTATION

Levitt [25] a proposé une classification des mécanismes d'adaptation à la sécheresse qui peuvent être séparés en 3 grandes catégories :

- *l'esquive de la sécheresse* c'est-à-dire la capacité d'une plante à réaliser son cycle complet de développement

(1) Ingénieur de Recherches CIRAD-IRHO détaché à l'Institut Sénégalais de Recherches Agricoles, CNRA, de Bambey (Sénégal)

avant que des déficits hydriques importants ne se manifestent ;

— *l'évitement de la sécheresse* qui exprime la capacité d'une plante à supporter des sécheresses significatives en cours de cycle tout en permettant à ses tissus de conserver un potentiel hydrique élevé ;

— *la tolérance à la sécheresse* c'est-à-dire la capacité d'une plante à maintenir l'intégrité fonctionnelle et structurale de ses tissus lorsque leur potentiel hydrique est faible.

1. — L'esquive de la sécheresse.

Les plantes capables d'esquiver la sécheresse sont caractérisées par un développement phénologique rapide et ont ainsi la possibilité de boucler complètement leur cycle de développement avant qu'un déficit hydrique du sol important ne se manifeste. Chez l'arachide l'avantage des variétés précoces est limité à certaines conditions d'alimentation hydrique comme le montrent les résultats d'une étude du comportement au champ de deux variétés d'arachide vulgarisées au Sénégal, une de 90 jours (73-30) et une de 105 jours (57-422) (Fig. 1). La précocité est un caractère essentiellement intéressant en cas de sécheresse de fin de cycle parce qu'elle permet de réduire la durée réelle d'exposition de la plante au stress hydrique (Fig. 1 C).

La variété tardive offre par contre une production potentielle plus importante (Fig. 1 A) et, en cas de sécheresse en milieu de cycle, ces capacités de récupération ne justifient pas le choix d'un matériel plus précoce. Ces restrictions à l'utilisation de la précocité comme caractère d'adaptation indiquent clairement que le choix de la longueur optimale du cycle d'une variété doit reposer sur une bonne caractérisation climatique de la région considérée. Les méthodes d'analyse fréquentielle des pluies [23] ainsi que l'utilisation de modèles de simulation du bilan hydrique [14, 16] permettent d'optimiser ce choix. Dancette [11] a ainsi montré dans une étude portant sur 39 années que dans la région de Bambey l'utilisation d'une variété de

90 jours au lieu de 105 jours réduisait les risques de sécheresse en cours de cycle et que dans tous les cas la variété précoce pouvait boucler son cycle (Tabl. I).

L'analyse de maturité permet d'évaluer facilement la précocité chez l'arachide, qui peut être recombinaison avec la performance agronomique des variétés vulgarisées à cycle plus long [23].

2. — L'évitement de la sécheresse.

Ces termes regroupent tous les mécanismes de régulation des pertes en eau et de maintien de l'absorption racinaire qui permettent à la plante de maintenir ses tissus à un potentiel hydrique élevé lors d'une sécheresse. Chez l'arachide différents types variétaux ont été distingués en fonction du niveau des potentiels hydriques foliaires observés en condition de sécheresse [15]. Différentes caractéristiques sont à l'origine de cette diversité :

Un système racinaire profond et développé est essentiel au maintien de l'absorption hydrique [10], grâce à une meilleure colonisation du sol il favorise une meilleure extraction de l'eau par la plante. Pour de nombreuses espèces des variations génotypiques importantes des caractéristiques du système racinaire ont été mises en évidence [8, 21, 26]. En ce qui concerne l'arachide, nous avons mis en évidence sur un échantillon restreint de variétés vulgarisées d'importantes variations de la vitesse d'élongation racinaire (Tabl. II) et Ketring [24] a trouvé une corrélation positive entre les caractéristiques des systèmes racinaire et aérien. Ces résultats indiquent qu'il est possible d'effectuer une sélection précoce dans le but d'améliorer les caractéristiques racinaires de cette culture et que le coût énergétique, associé au développement et à la maintenance d'un système racinaire performant, ne devrait pas être excessif. Cependant l'amélioration du système racinaire, en permettant d'augmenter la consommation en eau, risque aussi de diminuer la quantité d'eau disponible pour la plante durant les dernières phases de son développement qui sont les plus sensibles à la sécheresse. Ce problème est particu-

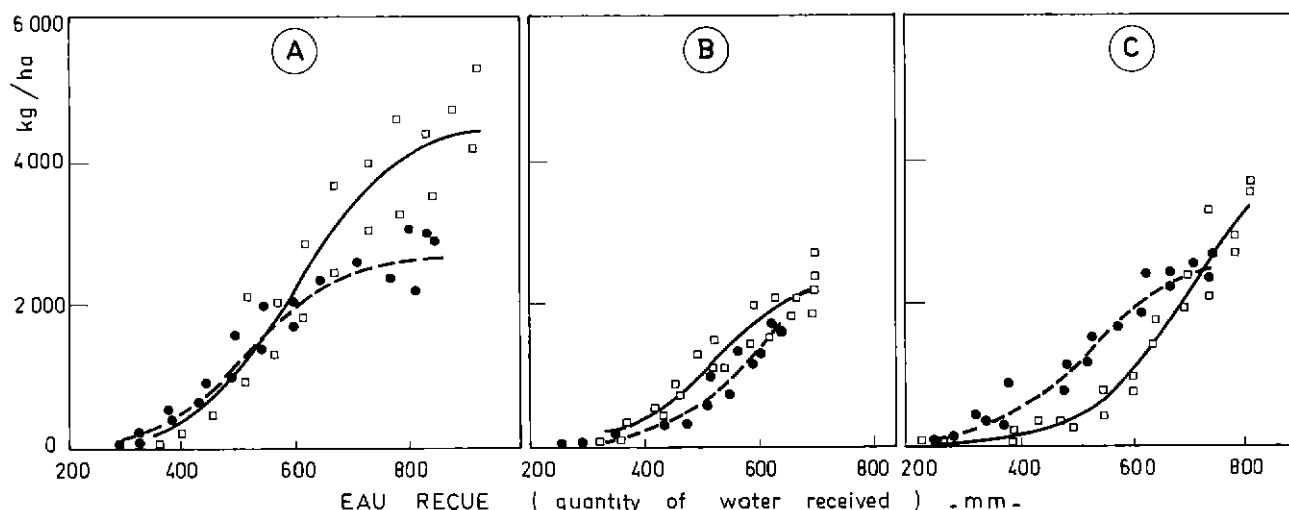


FIG. 1. — Rendement en gousses de 2 types variétaux d'arachide en fonction de la quantité d'eau reçue (Pod yield for 2 groundnut varieties depending on the quantity of water received) :

(●) : 73-30 hâtive de 90 jours (precocious - 90 days).

(□) : 57-422 semi-tardive de 105 jours (semi-late - 105 days)

(A) : pas de stress (no stress).

(B) : stress du 16^e au 50^e j.a.s. (stress from the 16th to 50th d.a.s.).

(C) : stress du 71^e au 87^e j.a.s. (stress from the 71th to 87th d.a.s.).

Stress par suspension d'arrosage (Stress due to a halt in watering)

TABEAU I. — Pourcentage d'années durant lesquelles furent subies des sécheresses graves (ETR/ETM < 50 p. 100) pendant les phases du cycle d'une culture d'arachide à Bambey en sol sableux

(Percentage of years during which serious drought occurred (AET/MET < 50 p. 100) during the development cycle of a groundnut crop at Bambey planted in sandy soil)

(R.U. — U.R. — = 80 mm)

Jours (days).....	Végétation		Floraison (Flowering)		Maturation		Sur (over) 2 phases	
	90	105	90	105	90	105	90	105
1940-49	10	10	20	20	0	40	0	0
1950-67	17	6	17	6	0	28	17	0
1968-79	8	0	17	33	0	75	0	25

D'après (according to) Dancette [1984].

TABEAU II. — Evolution de la longueur du pivot racinaire de 6 variétés d'arachide durant la phase végétative
(Evolution of the length of the tap root in 6 varieties of groundnut during the growth cycle)

— cm —

10 ^e j.a.s. (10 d.a.s.)		20 ^e j.a.s. (20 d.a.s.)		27 ^e j.a.s. (27 d.a.s.)	
Variété	\bar{X}	Variété	\bar{X}	Variété	\bar{X}
47-16	38,7 a	47-16	63,6 a	47-16	70,2 a
69-101	32,1 ab	69-101	55,5 ab	69-101	64,5 a
Chico	31,3 ab	Chico	52,4 ab	Chico	59,2 ab
73-30	26,9 b	57-422	44,3 abc	57-422	49,6 ab
57-422	26,5 b	73-30	36,4 bc	73-30	42,3 bc
KH-149A	16,4 c	KH-149A	31,4 c	KH-149A	37,4 c

— \bar{X} : Moyenne de 5 répétitions. Différences significatives à 5 p. 100 — Test de Duncan (Mean over 5 replications. Significant difference at 5 p. 100 — Duncan Test).

— j.a.s. (d.a.s.) : Jours après semis (days after sowing).

lièrement important au Sénégal et dans la zone sahélienne en général où les cultures terminent leur cycle de développement en l'absence de pluies grâce aux réserves en eau du sol et illustre la nécessité d'établir les relations existant entre le niveau d'expression de ce caractère et la performance agronomique obtenue. Malheureusement les méthodes d'évaluation existantes sont lourdes et complexes et la sélection pour l'amélioration de ce caractère est difficile à mettre en œuvre. Nous utilisons un système de rhizotrons, mais d'autres méthodes comme celle utilisant l'application d'herbicide en profondeur [27] semblent extrêmement prometteuses.

Les mécanismes de fermeture des stomates, d'enroulement des feuilles et de réduction de la surface foliaire permettent de réguler les pertes en eau de la plante. Ils permettent d'augmenter l'efficacité de l'utilisation de l'eau en réduisant les pertes aux heures de forte demande évaporative tout en permettant l'assimilation photosynthétique en début et en fin de journée lorsque cette demande est faible. L'intérêt de ces mécanismes doit donc être évalué en fonction de l'équilibre entre la régulation des pertes en eau et le maintien de l'activité photosynthétique. Parmi ces mécanismes le rôle des stomates a été bien étudié chez l'arachide [2, 6, 7, 28], et Gautreau [15] a montré qu'il existait une grande diversité génotypique en ce qui concerne la réponse

des stomates à un stress hydrique. Nos études nous permettent de formuler l'hypothèse que chez l'arachide, durant le stade végétatif et la floraison, les mécanismes de régulation des pertes en eau associés à la bonne capacité de récupération généralement observée constituent une solution adaptative importante alors que, durant le stade de remplissage des gousses, une diminution de la capacité de régulation améliore le niveau d'adaptation à condition que le système photosynthétique associé ait lui-même un bon niveau de tolérance à la sécheresse [3, 4].

3. — La tolérance à la sécheresse.

On distingue deux grands mécanismes de tolérance à la sécheresse :

a) Le maintien du potentiel de turgescence.

L'intérêt de ce mécanisme repose sur l'hypothèse que la diminution de turgescence constitue une des causes principales des effets directs du stress hydrique sur les fonctions de la plante [18]. Ainsi chez certaines plantes l'accumulation de solutés en condition de sécheresse provoque, à mesure que le potentiel hydrique diminue, un abaissement du potentiel osmotique qui permet de limiter la diminution de la pression de turgescence dans les cellules [1, 12, 19, 22].

L'évaluation précise de l'importance de l'ajustement osmotique en tant que mécanisme de tolérance à la sécheresse est difficile à obtenir du fait de ses relations de causes à effets avec les mécanismes d'évitement. Ainsi, la régulation osmotique au niveau des racines, en permettant la poursuite de leur développement pour de bas potentiels hydriques, augmente la quantité d'eau extraite [29] alors que le maintien de la turgescence des feuilles contribue à réduire les capacités de régulation des pertes en eau, comme c'est le cas chez le riz en retardant l'enroulement des feuilles [19]. Chez l'arachide les différentes études menées concluent à l'absence de régulation osmotique au niveau des feuilles [5, 6, 13] et, bien qu'Erickson [13] ait montré que l'eau contenue dans l'apoplasme contribuait au maintien du potentiel de turgescence, le faible degré de cette contribution amène à formuler l'hypothèse que la maintenance de la turgescence au niveau des feuilles chez l'arachide n'est pas un mécanisme important pour la tolérance à la sécheresse. La maintenance de la turgescence au niveau des racines n'a pas encore été étudiée chez l'arachide ;

b) La tolérance à la dessiccation.

Elle traduit chez les cellules la capacité de résistance des membranes à la dégradation et la capacité de résistance des protéines membranaires et cytoplasmiques à la dénatura-tion [29]. Elle est généralement évaluée par la mesure de l'intégrité des membranes cellulaires après un stress ou un choc thermique sévère [9, 30]. Nous avons pu ainsi procé-der à une classification de différentes variétés d'arachide en fonction de leur degré de tolérance à la dessiccation [4]. Cette méthode peut être utilisée en sélection à condition toutefois d'établir les corrélations entre le degré de tolé-rance exprimé à ce niveau de complexité relativement sim-ple (tissus foliaires) et la performance agronomique de la plante entière.

III. — RÉPONSE À LA SÉCHERESSE EN FONCTION DU STADE DE DÉVELOPPEMENT

Chez les plantes toutes les phases de développement sont sensibles à la sécheresse, cependant la notion de sensibilité diffère selon le type de plante, l'environnement et le pro-duit recherché. L'arachide est cultivée pour sa production en gousses et accessoirement en fanes comme c'est le cas au Sénégal. Les variations des rendements en fonction de l'environnement permettent, outre une évaluation de la stabilité du matériel testé, de distinguer la sensibilité des différentes phases de développement. Nos études ont mon-tré que le stade de développement le plus sensible, nous le

qualifions de critique, est la période remplissage des gous-ses. Les effets de la sécheresse durant les autres périodes du cycle peuvent être limités grâce aux capacités de récupé-ration de ce matériel. C'est le cas surtout durant la période végétative et, à un degré moindre, durant la floraison. Dans tous les cas les effets sur les rendements sont dépen-dants des conditions environnementales que la plante ren-contrera par la suite [3].

CONCLUSIONS

Dans l'état actuel de nos connaissances la sélection pour l'adaptation de l'arachide à la sécheresse peut être conduite sur la base de critères physiologiques. Des progrès peuvent être encore réalisés en étudiant notamment les phénomènes d'acclimatation, le rôle des racines dans les mécanismes de tolérance, le rôle des substances de réserves, les mécanis-mes biochimiques d'adaptation, etc. Chaque caractère doit être considéré dans le cadre des interactions complexes définissant le comportement général de la plante. Il importe donc de préciser les niveaux d'expression de ces caractères compatibles avec l'expression des meilleurs ren-dements dans les conditions climatiques caractéristiques de la région et, d'autre part, de réaliser l'équilibre le plus approprié entre les caractères choisis. En n'oubliant pas l'une des étapes parfois la plus difficile qui consiste à pro-poser, à partir des indices de sélection définis, des tests compatibles avec le schéma de sélection choisi, le volume de matériel à traiter et les moyens disponibles pour la réali-sation du programme de sélection.

BIBLIOGRAPHIE

- [1] ACKERSON R. C. & HEBERT R. R. (1981). — Osmoregulation in cotton in response to water stress. I — Alterations in photosyn-thesis, leaf conductance, translocation and ultrastructure. *Plant Physiol.*, 67, p. 484-488.
- [2] ALLEN L. H., BOOTE K. J. & HAMMOND L. C. (1976). — Peanut stomatal diffusion affected by soil water and solar-radiation. *Soil & Crop Sci. Soc. Flor. Proc.*, 35, p. 42-46.
- [3] ANNEROSE D. (1984). — Réponse d'une variété d'arachide soumise à des sécheresses d'intensité croissante durant différentes phases de son cycle. *Doc. ISRA*, 41 p.
- [4] ANNEROSE D. (1987). — Etudes physiologiques sur la résistance à la sécheresse de l'arachide au Sénégal. Résultats acquis, travaux actuels et perspectives. Evaluation programme arachide. 01/1987. *Doc. ISRA*, 16 p.
- [5] BENNET J. M., BOOTE K. J. & HAMMOND L. C. (1981). — Alteration in the components of peanut leaf water potential during dessication. *J. Exp. Bot.*, 32, p. 1035-1043.
- [6] BENNET J. M., BOOTE K. J. & HAMMOND L. C. (1984). — Relationship among water potential components, relative water content and stomatal resistance of field-grown peanut leaves. *Pea-nut Sci.*, 11, p. 31-35.
- [7] BHAGSARI A. S., BROWN R. H. & SCHEPERS J. S. (1976). — Effects of moisture stress on photosynthesis and some related physiological characteristics in peanut. *Crop Science*, 16, p. 712-715.
- [8] BLUM A., JORDAN W. R. & ARKIN G. F. (1977). — Sorghum root morphogenesis and growth. II. — Manifestation of heterosis. *Crop Science*, 17, p. 153-157.
- [9] BLUM A. & EBERCON A. (1981). — Cell membrane stability as a measure of drought and heat tolerance in wheat. *Crop Science*, 21, p. 43-47.
- [10] CHOPART J. L. (1980). — Etude au champ des systèmes racinaires des principales cultures pluviales au Sénégal (Arachide-mil-sorgho-riz pluvial). *Thèse I.P.G.*, Toulouse, 162 p.
- [11] DANCETTE C. (1984). — Contraintes pédoclimatiques et adapta-tion de l'agriculture à la sécheresse en zone inter-tropicale. *Actes du colloque « Résistance à la sécheresse en milieu inter-tropical »*, 24 au 27/9/1984 CIRAD-ISRA, 27-39.
- [12] DWYER L. M. & STEWART D. W. (1985). — Water stress conditionning of corn in the field and the greenhouse. *Can. J. Bot.*, 63, p. 704-710.
- [13] ERICKSON P. I. & KETRING D. L. (1985). — Evaluation of peanut genotypes for resistance to water stress *in situ*. *Crop Science*, 25, p. 870-876.
- [14] FOREST F. (1984). — Simulation du bilan hydrique des cultures pluviales. Présentation et utilisation du logiciel BIP. *Doc. GER-DAT Montpellier*.
- [15] GAUTREAU J. (1977). — Niveaux de potentiels foliaires intervarié-taux et adaptation de l'arachide à la sécheresse au Sénégal *Oléagi-neux*, 32, N° 7, p. 323-332.
- [16] HALL A. E. & DANCETTE C. (1978). — Analysis of fallow-farming system in semi-arid Africa using a model to simulate hydrologic budget. *Agron. J.*, 70, p. 816-823.
- [17] HALL A. E. (1981). — Adaptation of annuals plants to drought in relation to improvements in cultivars. *Hortscience*, 16, p. 37-38.
- [18] HSIAO T. C. (1973). — Plant responses to water stress. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 67, p. 519-570.
- [19] HSIAO T. C., O'TOOLE J. C., YAMBABO E. B. & TURNER N. C. (1984). — Influence of osmotic adjustment on leaf rolling and tissue death in rice. *Plant. Physiol.*, 75, p. 338-341.
- [20] HURD E. A. (1971). — Can we breed for drought resistance. In drought injury and resistance in crops. Ed. Larson et Eaton. p. 77-78. *Crop Science Soc. Am.*, Madison, Wisconsin.
- [21] HURD E. A. (1974). — Phenotype and drought tolerance in wheat. *Agric. Meteorol.*, 14, p. 39-55.
- [22] JOHNSON R. C., NGUYEN H. T. & CROY L. I. (1984). — Osmotic adjustment and solute accumulation in two wheat geno-types differing in drought resistance. *Crop Science*, 24, p. 957-961.
- [23] KHALFAOUI J. L. B. & ANNEROSE D. (1985). — Création variétale d'arachides adaptées aux contraintes pluviométriques des zones semi-arides. *Colloque Arachide*, Niamey, Sept. 1985, p. 127-134.
- [24] KETRING D. L. (1984). — Root diversity among peanut genotypes. *Crop Science*, 24, p. 229-232.
- [25] LEVITT J. (1980). — *Responses of plants to environmental stress*. Academic Press, New York.
- [26] RICHARD R. A. & PASSIOURA J. B. (1981). — Seminal root morphology and water use of wheat. II. — Genetic variation. *Crop Science*, 21, p. 253-255.
- [27] ROBERTSON B. M., HALL A. E. & FORSTER K. W. (1985). — A field technique for screening for genotypic differences in root growth. *Crop Science*, 25, p. 1084-1090.
- [28] SAMUI R. P. & KAR S. (1981). — Soil and plant resistance effects on transpiration and leaf water responses by groundnut to soil water potential. *Aust. J. Soil Res.*, 19, p. 51-60.
- [29] TURNER N. C. (1986). — Adaptation to water deficits. A changing perspective. *Aust. J. Plant Physiol.*, 13, p. 175-190.
- [30] WRIGHT L. N. & JORDAN G. L. (1970). — Artificial selection for seedling drought tolerance in Boer Lovegrass (*Eragrostis cur-vula* Nees). *Crop Science*, 10, p. 99-102.

SUMMARY

Physiological criteria for improving groundnut adaptation to drought.D. J. ANNEROSE. *Oleagineux*. 1988, 43, N° 5, p. 217-222

In the semi-arid zones, where climatic conditions vary considerably from year to year and where many different factors influence the final expression of yield, selection methods to improve groundnut adaptation to drought apparently need to be based on physiological indexes. Some of the research work carried out at ISRA (Senegal) has made it possible to distinguish three possible approaches: the choice of cycle based on rainfall frequency analysis and water balance modelling; the maintenance of high water potential in the tissues during drought, which could originate from the speed of root system development; or various mechanisms regulating water loss and tolerance to desiccation. It has also appeared that the critical period for groundnut sensitivity to drought is the pod filling stage. The expression of physiological characters in yield still needs to be specified, however, and their compatibility with breeding programmes remains to be determined.

RESUMEN

Criterios fisiológicos para la mejora de la adaptación a la sequía del maní.D. J. ANNEROSE. *Oleagineux*. 1988, 43, N° 5, p. 217-222

En las regiones semiáridas, las fuertes variaciones interanuales de las condiciones de clima y el papel de múltiples factores en la manifestación final del rendimiento hacen que parezca necesario apoyarse en indicios fisiológicos para la selección del maní con miras a obtener una adaptación a la sequía. Un cierto número de trabajos realizados por el ISRA (en Senegal) permitieron evidenciar tres enfoques posibles que son: la elección del ciclo en base al análisis de frecuencia de las lluvias y a las simulaciones del balance hídrico, el mantenimiento de un alto potencial hídrico en los tejidos durante una sequía, que puede tener su origen en la velocidad de desarrollo del sistema radical o en varios mecanismos de regulación de las pérdidas de agua, y la tolerancia a la desecación. Asimismo resultó que el período crítico de sensibilidad del maní a la sequía corresponde al momento en que las cáscaras se están llenando. Ahora bien, aún queda por especificar la manifestación de los caracteres fisiológicos en el rendimiento, y por establecer su compatibilidad con los programas de mejoramiento.

Physiological criteria for improving groundnut adaptation to drought

D. J. ANNEROSE (1)

INTRODUCTION

Over the past twenty years or so, research work in the semi-arid zone has concentrated on improving and stabilizing the agronomical performance of food crops under drought conditions. Traditionally, this consists in exploiting in the field the considerable between-variety variation with respect to production potential and the degree of adaptation to drought.

Successfully employed in certain cases [20], these selection methods cannot be used alone in semi-arid regions where considerable annual variations in the environment make it difficult to assess accurately the performance of a given material. The production levels reached under these conditions reflect the complex integration of drought effects on the plant's phenological, morphological, anatomical, physiological or biochemical characters [17]. Introducing selection indexes based on physiological characteristics therefore appears indispensable if parental material and the progenies obtained are to be chosen rationally. Although this approach is more complex and takes longer, it offers a greater probability of success, provided that the optimum level of expression of adaptive characters compatible with the best agronomical performance is specified.

It is on these bases that the recent programme aimed at improving groundnut adaptation to drought, undertaken by ISRA (Senegal), has been developed. In this article, the value of different adaptive characters in groundnut will be discussed after they have been placed in the general context of known drought adaptation mechanisms. For more detailed information, the reader should refer to the bibliography.

I. — DROUGHT IN SENEGAL

Before setting up a drought adaptation improvement programme, the climatic situation of the region in question has to be characterized. This makes it possible to define realistically the objectives to be achieved and facilitates the formulation of reasonable hypotheses as to the value, under these conditions, of

the different known adaptation mechanisms. For the past 15 years in Senegal, an overall reduction in rainfall has been observed as well as a shortening of their useful duration. A schematic analysis of the new resulting situation enabled us to distinguish two major climatic zones in the northern half of the groundnut basin affected by drought [23]:

— a northern zone distinguished by a reduction in the potential length of the rainy season but with relatively low drought risks. The aim in this zone is to create a variety whose cycle is shorter than that of varieties currently used in extension work (90 days). The cycle length to be obtained has been fixed at 75 days which corresponds to maximum precocity available in collections (Chico, Spanish type);

— a central-northern zone distinguished by a longer rainy season but with considerable risks of drought during growing cycles. In this zone, the aim is to associate production characters with physiological characteristics likely to improve the plant's drought adaptation ability.

II. — ADAPTATION MECHANISMS

Levitt [25] proposed classifying drought adaptation mechanisms according to 3 major categories:

— *drought evasion*, i.e. the plant's ability to undergo its complete development cycle before considerable water deficits occur;

— *drought avoidance*, i.e. the plant's ability to withstand considerable drought throughout the development cycle whilst enabling its tissues to keep a high water potential;

— *drought tolerance*, i.e. the plant's ability to maintain the functional and structural integrity of its tissues when the water potential is low.

1. — Drought evasion.

Plants capable of evading drought are marked by rapid phenological development and can thus complete their development cycle before a considerable water deficit in the soil occurs. With groundnut, the advantage found in precocious varieties is limited to certain water supply conditions, as shown by

(1) IRHO-CIRAD Researcher, detached to the Institut Sénégalais de Recherches Agricoles, ISRA, Bambey (Sénégal).

the results of a performance trial planted with two varieties used in extension work in Senegal, one with a 90-day cycle (73-30), the other with a 105-day cycle (57-422) (Fig. 1). Precocity is essentially of value where there is drought at the end of the cycle, because it makes it possible to reduce the actual time to plant is exposed to water stress (Fig. 1 C).

On the other hand, the late variety has a higher production potential (Fig. 1 A) and if drought occurs in the middle of the cycle, its recovery capacity does not justify the choice of more precocious material. These restrictions in the use of precocity as an adaptation character clearly reveal that the choice of a given variety's optimum cycle length should be based on a good knowledge of the climate in the region considered. Rain frequency analysis methods [23] and the use of water balance simulation models [14, 16] make it possible to optimize this choice. Dancette [11] has thus shown in a study covering 39 years in the Bambey region that using a 90-day variety instead of a 105-day variety reduces the risks of drought in mid-cycle and that in every case, the precocious variety was able to complete its cycle (Table I).

Analysis of maturity makes the assessment of groundnut precocity quite easy; this character can be recombined with the agronomical performance of extended varieties which have a longer cycle [23].

2. — Drought avoidance.

This term covers all the mechanisms regulating water loss and maintaining root uptake which enable the plant to keep its tissues at a high water potential level during periods of drought. Different groundnut varieties have been categorized according to the water potential level observed in the leaves under drought conditions [15]. Various characteristics are responsible for this diversity:

A well-developed deep root system is essential for maintaining water uptake [10]; through its better occupation of the soil, it encourages better water extraction by the plant. For many plant species, considerable genotypic variations in root system characteristics have been detected [8, 21, 26]. As far as groundnut is concerned, we detected, on a limited sample of extended varieties, considerable variations in the speed of root elongation (Table II). Ketrang [24] found a positive correlation between root and aerial system characteristics. These results indicate that it is possible to carry out early selection in order to improve groundnut root characteristics and that the energy expended for development and maintenance of an effective root system should not be excessive. Nonetheless, root system improvement, which makes it possible to increase water consumption, is also likely to reduce the quantity of water available for the plant during the last phases of development, which are the most sensitive to drought.

This problem is particularly acute in Senegal and generally in the Sahel zone where crops finish their development cycle without rain by using the water reserves in the soil. Hence, there is a need to determine the relationship existing between the level of expression of this character and the agronomical performance obtained. Unfortunately, the evaluation methods on hand are cumbersome and complex and selection designed to improve this character is difficult to implement. We use a rhyzotron system but other methods seem very promising, such as the use of deep herbicide applications [27].

Mechanisms which close stomata, roll up leaves and reduce leaf surface area enable regulation of the plant's water loss. These mechanisms also enable the plant to use available water more effectively by reducing losses when the evaporative demand is highest whilst still enabling photosynthetic assimilation at the beginning and the end of the day when this demand is low. The value of these mechanisms should therefore be assessed according to the balance between the regulation of water loss and the maintenance of photosynthetic activity. Among these mechanisms, the role of the stomata in groundnut has been extensively studied [2, 6, 7, 28]. Gautreau [15] has shown that there exists great genotypic diversity as regards stomatal response to water stress. Our studies have led us to formulate the hypothesis that during groundnut growth and flowering stages, mechanisms regulating water loss associated with the good recovery capacity generally observed constitute an important adaptive solution whilst during the pod filling stage, a reduction in this regulating capacity improves the level of adaptation provided that the corresponding photosynthetic system also has a good drought tolerance level [3, 4].

3. — Tolerance to drought.

There are two main drought tolerance mechanisms:

a) Maintenance of potential turgidity.

The importance of this mechanism is based on the hypothesis that the reduction of turgidity is one of the main causes of the direct effects of water stress on plant functions [18].

Thus, the accumulation of aqueous solutions in certain plants under drought conditions results in a lower osmotic potential as and when the water potential diminishes which makes it possible to limit the reduction in turgidity pressure in the cells [1, 12, 19, 22].

It is difficult to accurately assess the importance of osmotic adjustments as a drought tolerance mechanism because of the cause and effect relationships with drought avoidance mechanisms. Hence, osmotic regulation at root level, allowing development to continue with low water potential, increases the quantity of water extracted [29], whilst the maintenance of turgidity in the leaves contributes to the reduction of water loss regulation ability, as in the case of rice where the rolling up of leaves is delayed [19]. Different studies carried out on groundnut show the absence of osmotic regulation at leaf level [5, 6, 13] and, even though Erickson [13] has shown that the water contained in the apoplast helps maintain turgidity potential, this contribution is so small that the hypothesis can be formulated that turgidity maintenance at leaf level is not an important drought tolerance mechanism in groundnut. Turgidity maintenance at root level has not yet been studied in groundnut.

b) Tolerance to desiccation.

This is the ability of cell membranes to resist deterioration and the capacity of membrane and cytoplasmic proteins to resist denaturation [29]. It is usually evaluated by measuring cell membrane integrity after a severe thermal shock or stress [9, 30]. We were thus able to classify different varieties of groundnut according to their degree of tolerance to desiccation [4]. This method can be used for selection purposes on condition that correlations are established between the degree of tolerance expressed at this relatively simple level of complexity (leaf tissues) and the agronomical performance of the entire plant.

III. — RESPONSE TO DROUGHT DEPENDING ON THE STAGE OF DEVELOPMENT

All plants at all stages of development are sensitive to drought, though the degree of sensitivity varies depending on the type of plant, the environment and the desired end result. Groundnut is grown for its pod production, and sometimes its haulm, as in Senegal. Yield variations depending on the environment make it possible to evaluate the stability of the material tested and to determine sensitivity at different stages of development. Our studies have shown that the most sensitive stage of development, which we designate critical, is the pod filling period. The effects of drought during other stages can be limited through this material's recovery capacity. This is especially so during the growth period and, to a lesser degree, during flowering. In all cases, the impact on yield depends on the environmental conditions subsequently encountered by the plant [3].

CONCLUSION

At the present stage of our knowledge, groundnut breeding with a view to drought adaptation can be undertaken using physiological characters as a basis. Progress can still be made, in particular, by studying acclimatization phenomena, the role played by roots in tolerance mechanisms, the role played by reserve substances, biochemical adaptation mechanisms, etc. Each character has to be considered within the framework of complex interactions that define the plant's general performance. It is important therefore to determine the levels of expression of these characters comparable with the expression of the best yields under the region's dominant climatic conditions and to find the most appropriate balance between the characters studied. Care must also be taken not to forget what is sometimes one of the most difficult steps, which, based on defined breeding indexes, consists in proposing tests compatible with the breeding scheme chosen. The amount of material to be dealt with and the means available to carry out the breeding programme. ■